

Insektenstrukturen im Vergleich: Ductus receptaculi und akzessorische Drüsen in Weibchen der australischen Feldgrille *Teleogryllus commodus* Walker 1869 (Orthoptera, Gryllidae)

Robert Sturm

Abstract

The ductus receptaculi and the accessory sex glands of the female black field cricket *Teleogryllus commodus*, which are both essential components of the reproductive system, were subject to a comparative morphological and histological investigation. Although the studied structures are characterized by different external shapes (simple tubular shape of the ductus versus intricately ramified tubular system of the accessory sex glands), they can be subdivided into three functionally distinguishable regions, and their histology can be derived from a simple basic Bauplan with outer muscle layer, basal lamina, epithelium, and cuticular intima. Histological differences between the investigated objects mainly consist in the fine structure of the gland cells and the way of the secretion transport through the intima, which to a high extent is controlled by the characteristics of the produced secretory substances (lipophilic – hydrophylic).

Zusammenfassung

Der Ductus receptaculi und die akzessorischen Drüsen des Weibchens der australischen Feldgrille *Teleogryllus commodus*, welche beide essentielle Bestandteile des Reproduktionstraktes darstellen, wurden einer vergleichend morphologischen und histologischen Untersuchung unterzogen. Trotz ihrer unterschiedlichen äußeren Form (einfache Tubusform beim Ductus gegenüber komplex verzweigtem Tubussystem bei den akzessorischen Drüsen) können beide Strukturen in drei funktionell differenzierbare Regionen unterteilt werden und lässt sich deren Histologie auf einen einfachen Grundbauplan mit äußerer Muskelschicht, Basallamina, Epithel und kutikulärer Intima zurückführen. Histologische Differenzen zwischen den untersuchten Organen ergeben sich vor allem hinsichtlich der Feinstruktur der Drüsenzellen und der Art des transkutikulären Sekrettransportes, welcher in hohem Maße von der Charakteristik der produzierten Sekretsubstanz (lipophil – hydrophil) bestimmt wird.

Einleitung

Der Reproduktionstrakt von Insektenweibchen enthält in der Regel paarige Ovarien, welche jeweils mit eileitenden Strukturen in Verbindung stehen. Diese lateralen Ovidukte werden im distalen Bereich des Abdomens zum sogenannten unpaaren (medianen) Ovidukt zusammengeführt, der schließlich in die Genitalkammer bzw. Vagina einmündet. Weitere für die Reproduktion essentielle Organe stellen die Spermatheka zur Aufbewahrung der mittels Spermatophore vom

Männchen übertragenen Spermatozoen sowie die akzessorischen Drüsen dar, welchen je nach Insektenart eine Vielzahl an Funktionen zugeschrieben wird, so u.a. die Produktion von Schmiermitteln oder Komponenten für eine Eikapsel (GILLOTT 1988, CHAPMAN 1998, STURM & POHLHAMMER 2000). Die einzelnen Bestandteile des weiblichen Reproduktionssystems sind innerhalb der Großgruppe der Insekten durch teils beträchtliche Variabilitäten hinsichtlich ihrer Form und Morphologie gekennzeichnet. Die ektodermale Spermatheka etwa setzt sich je nach Insektenordnung aus einer unterschiedlichen Anzahl an Receptacular-komplexen (Receptaculum seminis und Ductus receptaculi) zusammen. Während beispielsweise bei zahlreichen Fliegen drei derartige Komplexe vorhanden sind, deren Ausführungsgänge in den medianen Ovidukt oder die Vagina münden, liegt bei den Orthopteren lediglich ein Komplex vor, dessen Duktus stets mit der Genitalkammer in Verbindung steht (CHAPMAN 1998). Eine ähnlich hohe Variation in Form und Bau lässt sich für die ebenfalls ektodermalen akzessorischen Drüsen attestieren (GILLOTT 1988, KAULENAS 1992). Diese Organe können jedoch immer näherungsweise als tubuläre Strukturen mit mehr oder minder großer Anzahl an Verzweigungen charakterisieren werden.

Innerhalb der Ordnung der Orthoptera konzentrierten sich anatomisch-morphologische Untersuchungen des Genitaltraktes in der Vergangenheit vornehmlich auf die Familie der Gryllidae, deren Vertreter infolge ihrer einfachen Haltung und Züchtbarkeit nahezu ideale Modellorganismen repräsentieren. Während gesamtgesellschaftliche Untersuchungen des Reproduktionssystems der Grillen bereits in die erste Hälfte des vorigen Jahrhunderts datieren (SPANN 1934, SNODGRASS 1937), fanden detaillierte Studien einzelner Organe erst in den beiden vergangenen Dekaden statt und erbrachten dabei eine Vielzahl neuer Erkenntnisse (z.B. ESSLER et al. 1992, STURM 2000, 2003). So konnte etwa festgehalten werden, dass sich sowohl der Ductus receptaculi als auch die akzessorischen Drüsen in mehrere hinsichtlich ihrer Morphologie und Funktion unterschiedliche Regionen unterteilen lassen. Ein vollständiges funktionelles Verständnis dieser Organe konnte jedoch bis jetzt noch nicht erlangt werden.

In der vorliegenden Arbeit sollen Bau und Struktur des Ductus receptaculi und der akzessorischen Drüsen in Weibchen der australischen Feldgrille *Teleogryllus commodus* Walker zur näheren Betrachtung gelangen. Neben ausführlichen morphologisch-histologischen Erläuterungen soll dabei das Hauptaugenmerk auf einen Vergleich der beiden Strukturen gelegt werden.

Material und Methoden

Für die im Rahmen der vorliegenden Studie durchgeführten Untersuchungen wurden 10 bis 12 Tage alte weibliche Adulttiere von *Teleogryllus commodus* herangezogen. Die Zucht und Haltung der Tiere erfolgte unter Standardbedingungen (Lufttemperatur: 25 °C, relative Luftfeuchtigkeit: 60%, Photoperiode: 12 h) am Institut für Zoologie der Universität Salzburg. Nach Vollzug der Imaginalhäutung wurden die Tiere nach Geschlecht getrennt und in mit Papier und Futter versehenen Glasgefäßen (Volumen: 5 l) aufbewahrt. Das Futter der Grillen setzte sich aus Salat, Standarddiät für Nagetiere (Altromin 1222) und mittels Watte-pads verabreichtem Wasser zusammen (STURM 2000). Für die Freipräparation

und Isolierung der akzessorischen Drüsen und des Receptacularkomplexes wurden ausgewählte Weibchen im CO₂-Strom betäubt, dekapitiert und in einer mit Ringerlösung gefüllten Präparierschale am Abdomen eröffnet. Für die lichtmikroskopischen Untersuchungen wurden die von Fettgewebe befreiten und aus dem Reproduktionstrakt isolierten Organe auf einen Objektträger überführt, mit einem Deckglas versehen und in Karmin-Essigsäure gefärbt. Die histologische und cytologische Untersuchung der Organe erfolgte mit Hilfe des Transmissions-Elektronenmikroskopes, wofür akzessorische Drüsen und Receptacularkomplex drei Stunden in Karnovsky-Lösung (KARNOVSKY 1965) vorfixiert und anschließend zwei Stunden in 1-%iger OsO₄-Lösung nachfixiert werden mussten. Nach der Fixierung wurden die Objekte in Cacodylat-Puffer gewaschen, in einer aufsteigenden Alkoholreihe (50% bis 100% Ethanol) dehydriert und abschließend in Epoxidharz (Epon 812) eingebettet. Die am Mikrotom hergestellten Semidünnschnitte der Organe dienten zur groben Differenzierung einzelner Gewebsbestandteile sowie zur lichtmikroskopischen Evaluierung geeigneter Schnittpositionen für die Elektronenmikroskopie und wurden zu diesem Zweck auf Objektträgern montiert und in 2-%iger Methylenblau-Lösung gefärbt. Die auf Basis der Semidünnschnitte erzeugten Ultradünnschnitte mit einer Dicke von ca. 200 nm wurden mit Uranylacetat und Bleicitrat kontrastiert und im Transmissions-Elektronenmikroskop bei einer Beschleunigungsspannung von 80 kV dokumentiert.

Ergebnisse

Abdominale Position und äußere Form der Organe

Wie Abb. 1 entnommen werden kann, befinden sich bei *Teleogryllus commodus* sowohl der Receptacularkomplex mit Receptaculum seminis und Ductus receptaculi als auch die akzessorischen Drüsen im Ventralbereich des siebenten und achten Abdominalsegmentes. Während der Receptacularkomplex etwa median positioniert ist und über die Endpapille mit der Genitalkammer in Verbindung steht, sind die akzessorischen Drüsen durch eine mehr laterale Lage zu charakterisieren. Die Mündung der Drüsen in die Genitalkammer erfolgt jeweils wenige Zehntelmillimeter seitlich von der Endpapille (Abb. 1 C). Ductus receptaculi und akzessorische Drüsen zeigen unter dem Lichtmikroskop starke Windungen bzw. Einrollungen, wodurch ihre wahre Größe im ersten Augenblick nicht ersichtlich wird. Ersteres Organ erreicht jedoch bei Streckung eine Länge von 20 bis 25 mm, zweiteres je nach Entwicklungszustand des Weibchens eine Länge von bis zu 12 mm. Bei Betrachtung der äußeren Form lassen sich die größten Gegensätze zwischen den beiden untersuchten Organen feststellen. Der Ductus receptaculi besitzt demnach eine tubuläre Form mit nahezu idealem kreisförmigen Querschnitt (Durchmesser ca. 0.1 mm; Abb. 2 A), wohingegen die akzessorischen Drüsen durch zahlreiche Verzweigungen gekennzeichnet sind, deren Anordnung nach einem unregelmäßigen Muster erfolgt (Abb. 3 A). Letztere Organe weisen zudem eine deutliche Plättung auf und erreichen dadurch eine maximale Dicke von lediglich ca. 0.3 mm. Bereits durch die Dokumentation der äußeren Morphologie kann eine Untergliederung der Drüsen in drei Abschnitte vorgenommen werden. Demnach lässt sich eine Unterscheidung zwischen lobulären Drüsenendstücken, daran anschließenden Mittel- oder Gangstücken und

dem basalen Abschnitt treffen, welcher den Mündungsbereich umfasst und zur Sammlung des vornehmlich in den Endstücken gebildeten Drüsensekrets dient (Abb. 3 A). Wie nachfolgend gezeigt werden soll, kann die externe Gliederung der akzessorischen Drüsen durch eine entsprechende histologische Differenzierung ergänzt werden.

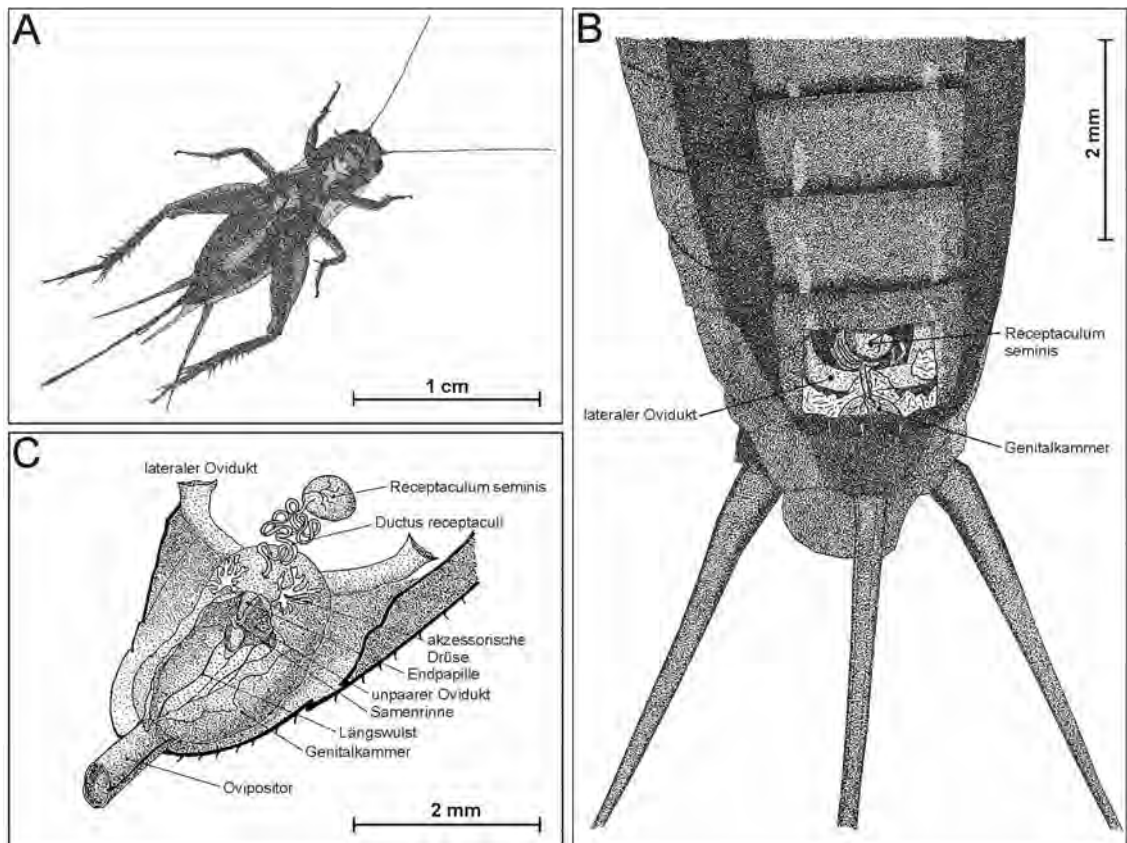


Abb. 1: Lage der untersuchten Strukturen im Weibchen der australischen Feldgrille *Teleogryllus commodus*. A) Blick auf die ventrale Seite eines Grillenweibchens mit deutlicher Gliederung in Kopf, Thorax und Abdomen. B) Position der Organe in den distalen Segmenten des Abdomens (die akzessorischen Drüsen befinden sich unterhalb einer Fettgewebsschicht). C) Organisation des Reproduktionstraktes (Ovarien sind nicht gezeichnet).

Histologie der akzessorischen Drüsen und des Ductus receptaculi

Wie bei den akzessorischen Drüsen lässt sich auch beim Ductus receptaculi eine Gliederung in drei histologisch unterschiedliche Regionen vornehmen (Abb. 2), die jedoch einem einheitlichen Grundbauplan mit ein- oder zweireihigem Epithel, Basallamina, Muskelschicht und kutikulärer Intima folgen (ESSLER et al. 1992). Region I des Ductus receptaculi schließt direkt an das Receptaculum seminis an und fällt vor allem durch das stark verengte Lumen auf (Pfeile in Abb. 2 B), welches im Querschnitt eine reiverschlussartige Form annimmt. Das Lumen kann bei Bedarf erweitert werden, um einen effizienten Transport der Spermatozoen in Richtung Endpapille zu gewährleisten. Neben dem Lumen können auch die bis zu 7,5 µm dicke, dreischichtige Kutikula und die außen an die Basallamina anschließende, 20 µm dicke Muskellage mit zirkulären und longitudinalen Muskelfasern als weitere Spezifitäten dieser dukталen Region genannt werden.

In Region II des Ductus receptaculi sind zwei in ihrer Struktur und Funktion unterschiedliche Zelltypen erkennbar. Zum einen treten hier nämlich Drüsenzellen auf, deren Sekret in einem zentralen Hohlraum gesammelt und über ein komplexes Gangsystem in das Lumen befördert wird, zum anderen sogenannte kutikula-bildende Zellen, welche die Drüsenzellen umschließen und für die Bildung der 6 µm dicken, aus lediglich zwei Schichten bestehenden kutikulären Intima verantwortlich zeichnen (Abb. 2 A, C, E). Das Lumen dieser Region besitzt einen Durchmesser von 2 bis 3,5 µm, die epitheliale Schicht eine Gesamthöhe von etwa 30 µm. Die Dicke der Muskellage ist gegenüber jener in Region I deutlich reduziert und bemisst sich auf ca. 8 µm. Region III des Ductus receptaculi schließt in Richtung Receptaculum seminis direkt an die Endpapille an und ist wie Region I durch das Fehlen von Drüsenzellen gekennzeichnet. Die Höhe des Epithels schwankt in diesem Abschnitt zwischen 10 und 15 µm, während das Lumen mit einem Durchmesser von bis zu 30 µm eine deutliche Erweiterung erfährt und auch die kutikuläre Intima (7,5 µm dick) und die äußere Muskelschicht (bis 15 µm dick) gegenüber Region II wieder an Mächtigkeit zunehmen. Einzelne Zellen besitzen eine nahezu kubische Form und enthalten einen kugelförmigen bzw. polymorphen Nukleus (Abb. 2 A, D). Wendet man sich der Histologie der akzessorischen Drüsen zu, so kann für alle drei, oben festgelegten Regionen eine nahezu einheitliche Zytologie attestiert werden (Abb. 3, 4). In allen Abschnitten liegt ein identischer Grundbauplan mit einreihigem Epithel, Basallamina und kutikulärer Intima vor, welcher lediglich an der Drüsenbasis (Region I) noch durch eine aus zirkulären und longitudinalen Fasern bestehenden Muskelschicht ergänzt wird (Abb. 3 E). In Region I beträgt die Gesamthöhe des Epithels zwischen 30 und 50 µm, während sich die Dicke der Muskelschicht auf ca. 10 µm bemisst. Die von den Zellen produzierte kutikuläre Intima besitzt eine Mächtigkeit zwischen 3 und 8 µm und setzt sich aus drei Schichten zusammen. Als besonderes Spezifikum der Intima kann die Ausbildung langer dornen- bzw. haarförmiger Fortsätze (Länge: bis 10 µm) angesehen werden, welche in Flussrichtung des Sekretes orientiert sind (Abb. 3 A, D).

Region II, welche mit den Gangstücken der Drüsen korrespondiert, unterscheidet sich hinsichtlich ihrer Zytologie nur unwesentlich von der Basalregion; neben einer geringfügigen Zunahme des epithelialen Zellvolumens lässt sich vor allem ein Anstieg der Länge der kutikulären Fortsätze auf 15 bis 20 µm beobachten (Abb. 3 C). Dieser Trend kann in Region III, welche die Drüsenendstücke repräsentiert, fortgesetzt werden, da sich das Zellvolumen nochmals erhöht (Gesamtepithelhöhe bis ca. 60 µm) und die Länge der Kutikulafortsätze hier teils auf über 20 µm ansteigt. Als weitere Besonderheit dieses Abschnittes gilt die gegenüber den anderen Regionen signifikante Erweiterung des Lumens, welches einen Durchmesser von mehreren Zehntelmillimetern erreicht (Abb. 3 B, 4). Einzelne Zellen dieses sekretorisch aktiven Bereichs enthalten einen zumeist basal situier-ten, großen Zellkern (Durchmesser bis 20 µm), eine hohe Dichte an Mitochondrien und glattem endoplasmatischem Reticulum und einen an die Intima angrenzenden Mikrovillisaum (Abb. 4). Das lipophile Sekret wird apikal in Form feinsten Tröpfchen abgegeben, welche die Kutikula diffusiv durchwandern und im Lumen gesammelt werden, um entlang der einzelnen Fortsätze ihren weiteren Transport in Richtung der basalen Drüsenregion anzutreten.

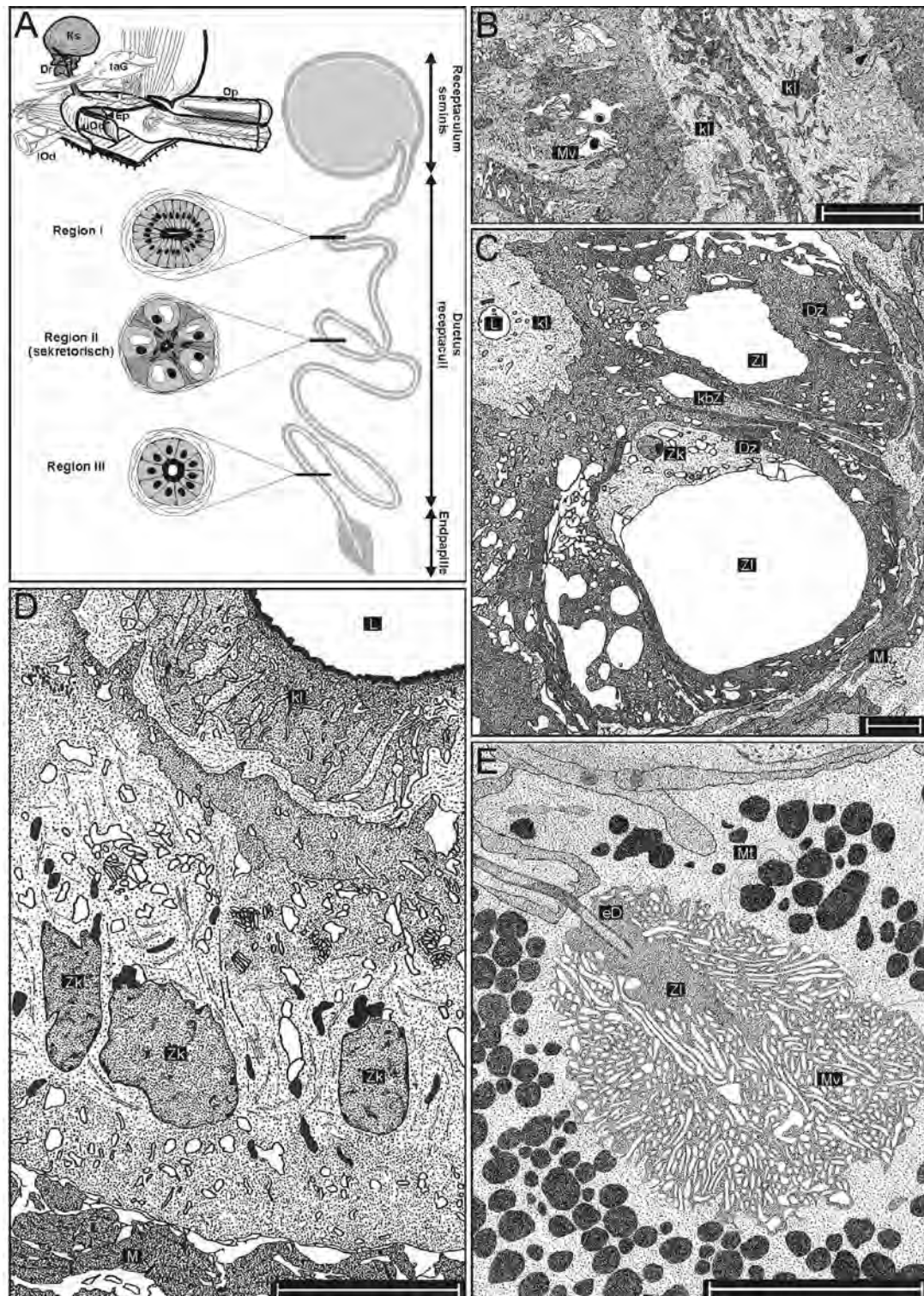


Abb. 2: Morphologie und Histologie des Ductus receptaculi. A) Untergliederung der Struktur in drei funktionell differenzierbare Regionen. B) Histologie von Region I. C) Histologie von Region II. D) Histologie von Region III. E) Detaillierte Darstellung des Endapparates der Drüsenzellen von Region II. Abkürzungen: Dr: Ductus receptaculi, Dz: Drüsenzelle, eD: efferenter Ductus, Ep: Endpapille, kbZ: kutikulabildende Zelle, kl: kutikuläre Intima, L: Lumen, IOd: lateraler Oviduct, M: Muskulatur, Mt: Mitochondrium, Mv: Mikrovilli, Op: Ovipositor, Rs: Receptaculum seminis, taG: terminales abdominales Ganglion, uOd: unpaarer Oviduct, Zk: Zellkern, Zl: Zelllumen (Balkenlänge entspricht jeweils 5 µm).

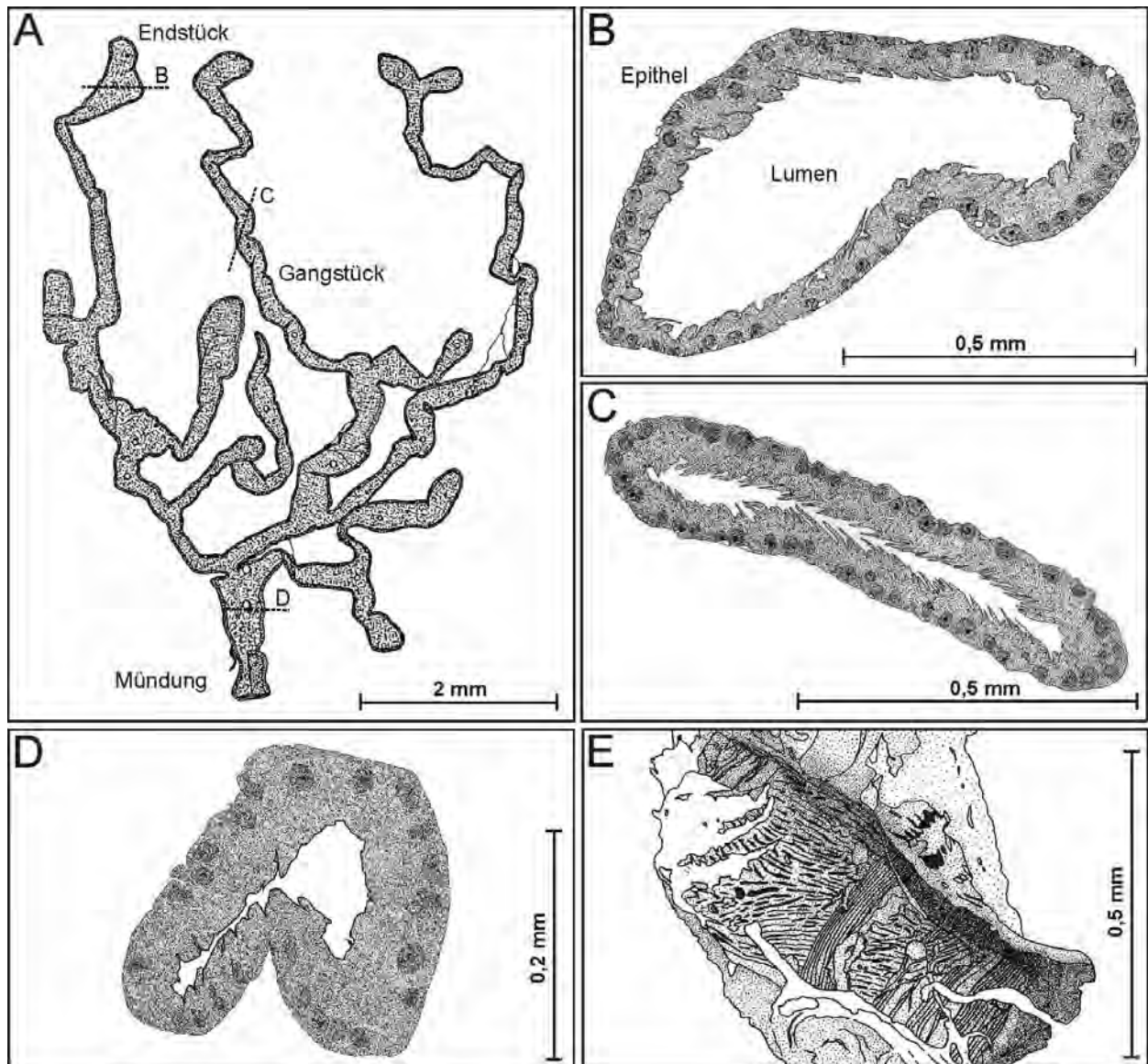


Abb. 3: Äußere Form und Morphologie der akzessorischen Drüsen. A) Typische Drüsenform mit reichverzweigtem Tubulärsystem und Dreigliederung in Mündungsabschnitt, Gangstücke und Endstücke. B) Schnitt durch ein Endstück (Region III). C) Schnitt durch ein Gangstück (Region II). D) Schnitt durch die Basis (Region I). E) Basale Muskelschicht mit zirkulären und longitudinalen Muskelfasern.

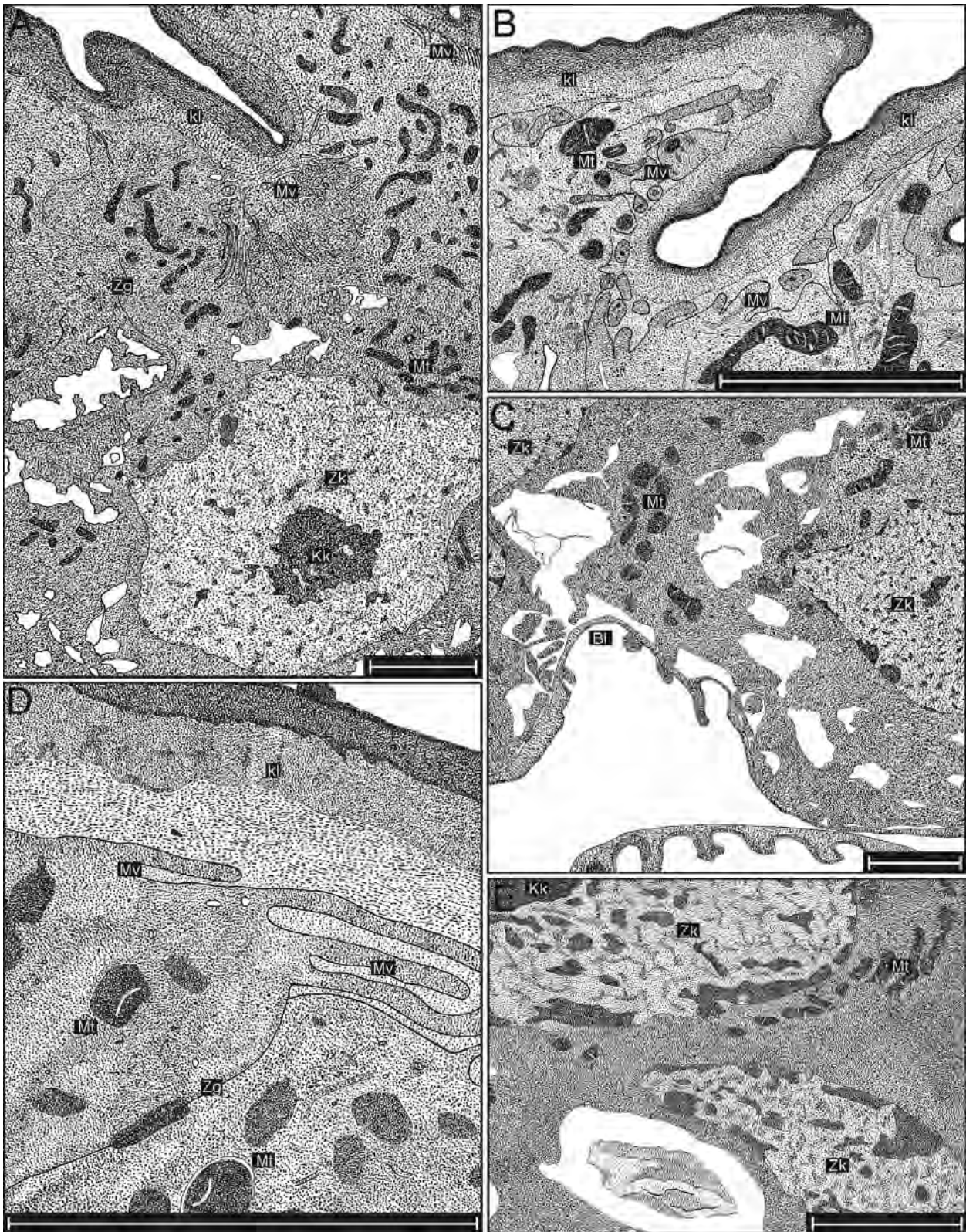


Abb. 4: Histologie und Feinstruktur des Epithels der akzessorischen Drüsen. A) Überblick über eine Drüsenzelle. B) Detail des apikalen Zellbereiches. C) Ausschnitt des basalen Zellbereiches mit deutlicher Eintiefung von Basallamina und basaler Zellmembran. D) Stark vergrößertes Detail der apikalen Zellmembran mit Mikrovilli sowie der kutikulären Intima. E) basaler Zellbereich mit teils bizarrer Form der Zellkerne. Abkürzungen: siehe Abb. 2 bzw. Kk: Kernkörperchen, Zg: Zellgrenze (Balkenlänge entspricht jeweils 5 µm).

Diskussion – Vergleich der untersuchten Insektenstrukturen

Ductus receptaculi und akzessorische Drüsen stellen essentielle Bestandteile des weiblichen Reproduktionssystems von *Teleogryllus commodus* dar und weisen laut obigen Ergebnissen hinsichtlich ihrer Histologie und Zytologie etliche Gemeinsamkeiten auf. Beide Strukturen können in drei morphologisch und funktionell unterschiedliche Regionen unterteilt werden, wobei sich diese Dreigliederung bei den akzessorischen Drüsen bereits deutlich in der äußeren Form manifestiert, beim Ductus receptaculi hingegen erst durch die detaillierte histologische Untersuchung offenkundig wird. Im Falle beider Organe lässt sich eine sekretorisch aktive Region von zwei Regionen mit Sekret-/Spermatozoenleitender Funktion bzw. Kontrolle des Sekret-/Keimzellflusses differenzieren. Beim Ductus receptaculi nimmt diese Region (= Region II) den mittleren Organabschnitt ein, während bei den akzessorischen Drüsen entsprechende Aufgabe vermehrt durch die Endabschnitte (= Region III) der tubulären Struktur wahrgenommen wird. Auf histologisch-zytologischer Ebene kann für beide hier dargestellten Organe ein identischer Grundbauplan attestiert werden, welchem zufolge sich von außen nach innen betrachtet eine Sequenz aus (optionaler) Muskelschicht, Basallamina, ein- oder zweireihigem Epithel und kutikulärer Intima ergibt. Dieser Bauplan trifft auch auf die akzessorischen Drüsen bei einer Vielzahl anderer Geradflügler zu (z.B. GILLOTT 1988, STURM 2002, 2003), wogegen bei anderen Insektenordnungen wie etwa den Schaben oder Schmetterlingen das Epithel in mehreren Schichten auftreten kann (GILLOTT 1988). Die kutikuläre Intima bildet sowohl beim Ductus receptaculi als auch bei den akzessorischen Drüsen bizarr anmutende Fortsätze, die jedoch über eine wichtige Sekret-/Spermatozoenleitende Hilfsfunktion verfügen (ESSLER et al. 1992) und zudem zur Aufrechterhaltung eines minimalen luminalen Volumens dienen (STURM & POHLHAMMER 2000).

Unterschiede zwischen den beiden hier vorgestellten Strukturen ergeben sich vor allem hinsichtlich des Baus der sekretproduzierenden Zellen und des Sekrettransportes von der Zelle in das Drüsenlumen. Die Drüsenzellen des Ductus receptaculi produzieren ein vermehrt proteinhaltiges Sekret – einen Hinweis darauf gibt die erhöhte Dichte an rauhem endoplasmatischem Reticulum –, welches mittels zahlreicher Vesikel zum sogenannten Endapparat transportiert wird, um dort seine Entleerung in das zentrale Zelllumen zu erfahren (ESSLER et al. 1992). Gänzlich anders verhält es sich mit den sekretorisch aktiven Zellen der akzessorischen Drüsen, deren gebildete Substanz eine erhöhte Lipidkonzentration aufweist und in Form feinsten Öltröpfchen aus der Zelle transportiert wird (STURM & POHLHAMMER 2000). Die Überwindung der kutikulären Intima durch das Sekret erfolgt bei beiden Strukturen ebenfalls auf unterschiedliche Weise: Während im Falle des Ductus receptaculi die Kutikula von einem komplexen Kanalsystem durchsetzt ist, welches zur Ausfuhr des Sekretes dient, durchdringt das ölige Sekret der akzessorischen Drüsen die kutikuläre Schicht mittels Diffusion. Damit erfährt jenes Prinzip, wonach eine aus Chitin bestehende Schicht für Lipidsubstanzen permeabel ist (EIDMANN 1922, TREHERNE 1957), eine weitgehende Bestätigung. Neben den beiden hier beschriebenen Formen der Sekretentleerung in das Drüsenlumen lassen sich für Insekten noch etliche weitere

Evakuierungsprinzipien anführen, von denen einige in Abb. 5 zusammengefasst sind.

Abschließend kann festgehalten werden, dass Insektenorgane trotz ihres unterschiedlichen äußeren Erscheinungsbildes mitunter einen sehr ähnlichen Aufbau zeigen können bzw. sich auf einen zumeist relativ einfachen Grundbauplan zurückführen lassen. Diese Theorie fand in der Studie zweier Organe des weiblichen Reproduktionstraktes von *Teleogryllus commodus* eine erfolgreiche Bestätigung.

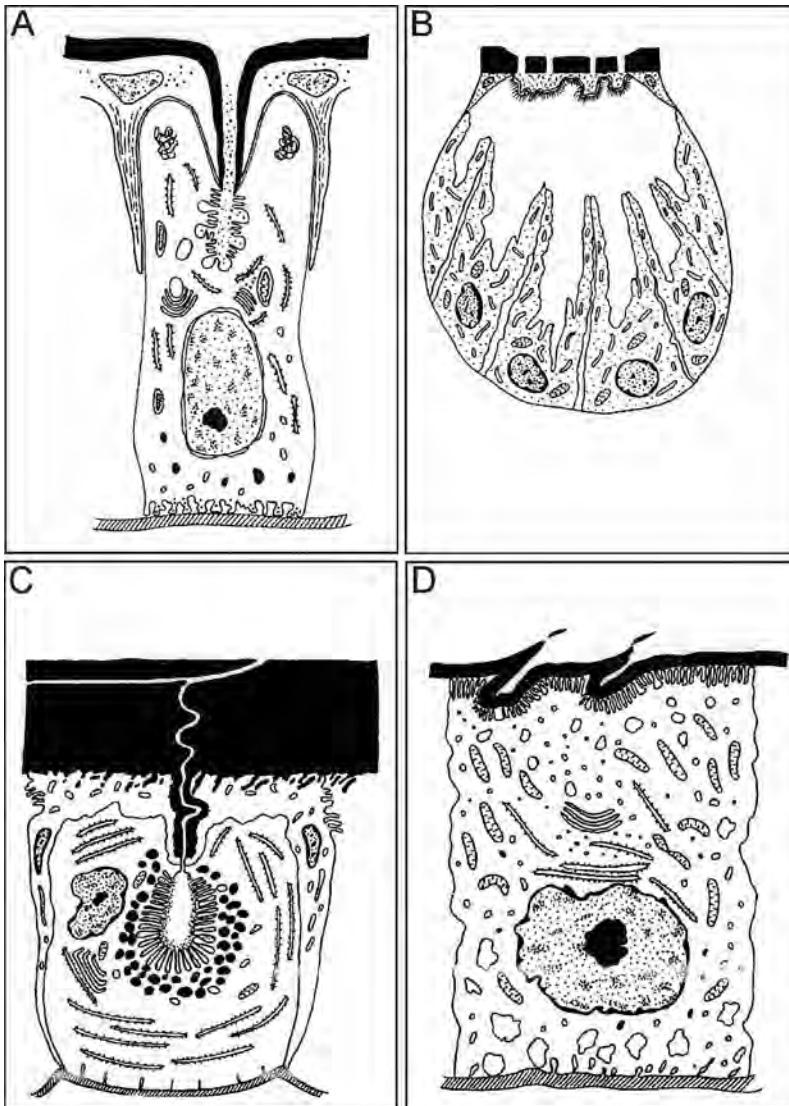


Abb. 5:

Vergleichende Darstellung unterschiedlicher Drüsensysteme bei Insekten bzw. unterschiedlicher Prinzipien der Sekretausscheidung.

A) Weibliche akzessorische Drüse von *Hyalophora cecropia* (BERRY 1968).

B) Wachsdrüse von *Anomoneura mori* (WAKU 1978).

C) Ductus receptaculi von *Teleogryllus commodus* (ESSLER et al. 1992).

D) Weibliche akzessorische Drüse von *Teleogryllus commodus* (STURM & POHLHAMMER 2000).

Verfasser:

Dr. Robert Sturm

Brunnleitenweg 41

A- 5061 Elsbethen

Österreich

E-Mail: Robert.Sturm@sbg.ac.at

Literatur

- BERRY, S.J. (1968): The fine structure of the colleterial glands of *Hyalophora cecropia* (Lepidoptera). – Journal of Morphology 125: 259-280.
- CHAPMAN, R.F. (1998): The Insects. Structure and Function. – Cambridge University Press, Cambridge; 672 S.
- EIDMANN, H. (1922): Die Durchlässigkeit des Chitins bei osmotischen Vorgängen. – Biologisches Zentralblatt 42: 429-435.
- ESSLER, H., HERZOG, E.M., MUSIOL, I.M. & POHLHAMMER, K. (1992): Morphology of the receptacular complex in the cricket *Teleogryllus commodus* (Saltatoria: Ensifera: Gryllidae). – Entomologica Generalis 17: 219-232.
- GILLOTT, C. (1988): Accessory sex glands in arthropoda – insecta. – In: ADIYODI, K.G. & ADIYODI, R.G. (Eds.): Reproductive biology of invertebrates III. Accessory sex glands. – John Wiley & Sons, New York: 319-473.
- KARNOVSKY, M.J. (1965): A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolality for use in electron microscopy. – Journal of Cell Biology 27: 137A-138A.
- KAULENAS, M.S. (1992): Insect accessory reproductive structures. Function, structure, and development. – Springer, Berlin; 226 S.
- SNODGRASS, R.E. (1937): The male genitalia of orthopteroid insects. – Smithsonian Miscellaneous Collections 96: 1-107.
- SPANN, L. (1934): Studies on the reproductive systems of *Gryllus assimilis* Fabr. – Transactions of the Kansas Academy of Science 37: 299-341.
- STURM, R. (2000): Die weiblichen akzessorischen Drüsen der australischen Feldgrille *Teleogryllus commodus* WALKER (Orthoptera, Gryllidae): Morphologie, Funktion und Entwicklung. – Linzer biologische Beiträge 32 (1): 213-233.
- STURM, R. (2002): Morphology and ultrastructure of the female accessory sex glands in various crickets (Orthoptera, Saltatoria, Gryllidae). – Deutsche entomologische Zeitschrift 49 (2): 185-195.
- STURM, R. (2003): Die akzessorischen Drüsen im Genitaltrakt der Weibchen von *Acheta domesticus* (L.) (Insecta, Orthoptera, Gryllidae): Lage, Morphologie und Funktion des produzierten Sekretes. – Articulata 18 (2): 141-149.
- STURM, R. & POHLHAMMER, K. (2000): Morphology and development of the female accessory sex glands in the cricket *Teleogryllus commodus* (Saltatoria: Ensifera: Gryllidae). – Invertebrate Reproduction & Development 38: 13-21.
- TREHERNE, J.E. (1957): The diffusion of non-electrolytes through the isolated cuticle of *Schistocerca gregaria*. – Journal of Insect Physiology 1: 178-186.
- WAKU, Y. (1978): Fine structure and metamorphosis of the wax gland cells in a psyllid insect, *Anomoneura mori* Schwartz (Homoptera). – Journal of Morphology 158: 243-273.

